云 南 植 物 研 究 1998, 20 (3): 321~328
Acta Botanica Yunnanica

山茶属山茶组的细胞地理学研究*

张文驹** 闵天禄
(中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要 本文总结了山茶组植物的细胞学资料，结合形态和地理学特征讨论了该组植物扩散及分化的规律。山茶组植物具有相同的染色体基数 (x=15)，变化较大的倍性 (2x, 4x, 6x, 8x)。其中子房无毛的种类除 *C. chekiangoleosa* Hu, *C. japoniaca* L. 的个别居群外都是二倍体；多倍体主要出现在苞、萼、花后脱落，子房被毛的种类中，分布于南岭以西至西南地区，南岭及南岭以东、以南地区未发现多倍体。山茶组植物的核型进化有明显的方向性，核型的不对称性从低向高演化；南岭及附近地区的类群核型不对称性较低，而远离这一地区的类群核型不对称性较高。作者认为南岭及附近地区是山茶组植物的分布中心和分化中心；云贵高原及其邻近地区是它的次生分化中心，在这一地区杂交和多倍化是物种形成和分化的重要途径。

关键词 山茶组，倍性，核型，细胞地理学
分类号 Q 943

A Cytogeographical Study of *Camellia*, Sect. Camellia

ZHANG Wen-Ju MING Tien-Lu
(*Kunming Institute of Botany, The Chinese Academy of Science*, Kunming 650204)

Abstract In this paper, the cytological data of Sect. Camellia was collected and summarized, and the dispersal and differentiation disscussed by means of cytogeographical method. Sect. Camellia contained the same basis chromosome number, x = 15, and varied ploidy, 2x, 4x, 6x and 8x. The 4 species and 2 varieties with glabrous gymoeium, distributed mainly in the south-east and east of China to Japan, were all diploid except some population of *C. chekiangcleosa* Hu and *C. japonica* in Korea, but 8 species with hairy gymoeium, distributed concentratedly in Yunnan-Guizhou plateau, included 4 polyploids species or complexes. There were only two kinds of karyotypes, 2A and 2B, in Sect. Camellia. Comparing the asymmitry of the karyotypes showed that karyotype evolution had a clear direction in Sect. Camellia, which was from symmitry to asymmitry. The species in Nanlin mounains and nearby had more-symmitrical karyotype than that far from the above aera. Based on the above results, The authors concluded that Nanlin mountains and nearby was an original differentiation center of Sect. Camellia, and Yunnan-Guizhou plateau was only a second center, where the hybridization and polyoploidization was an important speciation course.

Key words Sect. Camellia, Ploidy, Karyotype, Cytogeography

* 国家自然科学基金资助项目 (3880066)
** 现为武汉大学博士研究生
1996-11-21 收稿，1997-07-11 接受发表

山茶组（Sect. Camellia）植物集中分布于我国亚热带地区，只有 *C. japonica* 向东扩散到日本和韩国。该组植物以大而艳丽的花闻名于世，历来受到分类学家和园艺学家的关注，但对该组植物的种类划分、扩散路线、分化和进化趋势存在很大争论（闵天禄，1998；张宏达，1981；Sealy，1958）。从本世纪 30 年代开始，许多学者做了大量的细胞学工作（Moriniag，1931；Ammal，1953；Kondo，1977a，1977b，1977c；Kondo *et al*，1991，1986；黄少甫，1987a，1987b，1986，1981；顾志建等，1992，1990a，1990b，1988a，1988b；肖调江等，1996，1991），积累了丰富的资料，但少见全面的总结。本文收集整理了上述细胞学成果，结合自己的工作用细胞地理学的方法来探讨山茶组植物的扩散和分化的规律。

1 山茶组植物的染色体数目和核型资料

表1列出山茶组植物的细胞学资料。按闵天禄（1998）的最新订正，全组共 12 种 6 变种。除 *C. azalea* 外都已具染色体数目的报道。有的文献未指明材料原产地且未发现种内新倍性，本文没有引用。

表中部分结果出自本文，方法采用成熟的种子萌发，取幼嫩的根尖，秋水仙素处理，常规程序制片，统计染色体数目。结果见图 1。

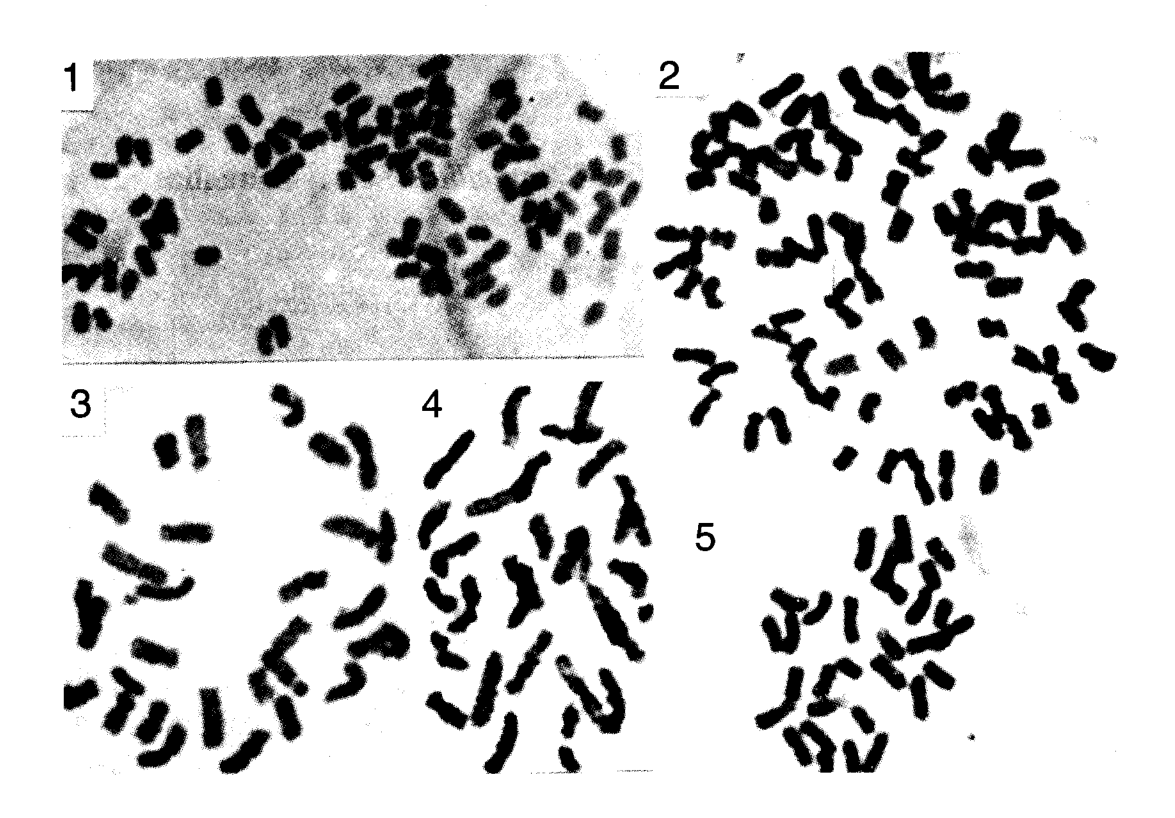


图1 山茶组5个种的染色体数目

Fig. 1 The chromosomes of 5 species of Sect. Camellia

1. *C. chekiangoleosa*（*C. crasissma*）2n = 90；2. *C. reticulata*（*C. xylocarpa*）2n = 90；3. *C. pilardii* 2n = 30；4. *C. chekiangoleosa* 2n = 30；5. *C. semiserrata* var. *magnocarpa* 2n = 30.

表 1 山茶组植物的细胞学资料

Table 1 The cytological data of Sect. Camellia

Species	2n	Karyotype		L/S	AR	Locality	References
C. hongkongensis	30						Kondo 1975
C. subintegra	30					Minyeshan, Jiangxi	黄少甫等 1981
C. semiserrata	30	22m + 6sm + 3st	2B	2.01	1.64	Guangxi	黄少甫等 1984
(Syn.: *C. trichosperma*)	30	24m + 4sm + 2st	2B	2.13	1.56	Guangxi	Xiao *et al* 1991
form. *albiflora*	30	20m + 8sm + 2st	2B	2.30	1.63	Fengkai, Guangdong	黄少甫等 1987
var. *magnecarpa*	30					Cangwu, Guangxi	本 文
C. edithae	30	18m + 8sm + 4st	2B	2.65	1.77	Zhangzhou, Fujian	Gu *et al* 1990
	30	18m + 10sm + 2st	2A	1.92	1.70		Xiao *et al* 1991
C. chekiangoleosa	30	22m + 8sm	2A	1.74	1.56	Longquan, Zhejiang (cult. in Hangzhou)	Gu *et al* 1988a
	30	24m + 6sm	2A	1.77	1.48	Suichang, Zhejiang	黄少甫等 1984
	30					Nanyue, Hunan	本 文
(syn.: *C. crassissina*	90					Jian, Jiangxi	本 文
C. japonica	30	21m + 4sm + 5st	2B	2.80	1.85	Zhangzhou, Fujian	Gu *et al* 1990
	30	24m + 3sm + 3st				Daechangdo, Korea	Gu *et al* 1990
	30	16m + 8sm + 6st				Pacific shore of Japan	Gu *et al* 1990
	30	(18 – 22)m + (7 – 9)sm + (1 – 3)st				Kyushu, Japan	Gu *et al* 1990
	60	46m + 10sm + 4st				Korea	Gu *et al* 1990
var. *rusticana*	30					Japan	J. Ammal 1953
C. polyodonta	30	24m + 4sm + 2st	2A	1.81	1.58	Guiling, Guangxi	黄少甫等 1986
	30	22m + 7sm + 1st	2A	1.71	1.56	Guangxi	Gu *et al* 1988a
	30	20m + 8sm + 2st	2A	1.82	1.70	Guangxi	卢天玲等 1985
(syn.: *C. villosa*)	30	18 + 10sm + 2st	2B	2.45	1.78	Huoxian, Guangxi	王雅琴等 1990
var. *longicaudata*	30	18 + 10sm + 2st	2A	1.93	1.76	Zhaoping, Guangxi	王雅琴等 1990
C. mairei var. *lapides*	90	48m + 28sm + 14st	2B	2.43	1.94	Wenshan, Yunnan	Kondo *et al*. 1986
(non: *C. chryptoneura*)	90	56m + 28sm + 6st				Xishui, Guizhou	Gu *et al* 1988b
var. *velutina*	90					Jingdong, Yunnan	Gu *et al* 1988b
	90					Mejiang, Yunnan	Gu *et al* 1988b
C. pitardii	30	16m + 10sm + 4st	2B	2.68	1.95	Yiliang, Yunnan	Kondo *et al* 1986

续表 1

Species	2n	Karyetype		L/S	AR	Locality	References
	30	18m + 8sm + 4st	2B	2.05	1.95	Yunnan	Gu *et al* 1990
	30					Kaiyuan, Yunnan	Gu *et al* 1988
(non: *C. mairei* var. *velutina*)	30	22m + 6sm + 2st	2B	2.58	1.61	Funing, Yunnan	Gu *et al* 1988a
(non: *C. lapidea*)	30					Luchun, Yunnan	本 文
(syn: *C. albovillosa*)	30	22m + 5sm + 3st	2B	2.00	1.87	Yuanjiang, Yunnan	Kondo *et al* 1986
form. alba(*C. hunanica*)	30	17m + 11sm + 2st				Dongan, Hunan	Gu *et al* 1992
(*C. tungenica*)	30	22m + 6sm + 2st				Dongan, Hunan	Gu *et al* 1992
var. *variabilis*	90					Xupu, Hunan	Gu *et al* 1992
	120	73m + 29sm + 18st	2B	2.28	1.93	Sangzhi, Hunan	Gu *et al* 1988b
C. saluenensis	30	18m + 8sm + 4st	2B	2.00	1.77	Kunming, Yunnan	Gu *et al* 1990
	30					Chuxiong, Yunnan	Kondo 1977
C. reticulata	90	48m + 26sm + 16st	2B	2.67	2.09	Chuxiong, Yunnan	Kondo *et al* 1986
	90	58m + 26sm + 6st	2B	2.53	1.75	Tenchong, Yunnan	Xiao *et al* 1991
(syn.: *C. xylocarpa*)	60					Changning, Yunnan	Gu *et al* 1986b
	60	40m + 16sm + 4st				Xichang, Huidong, Huili, Yanbian, Sichuan	肖调江等 1996
(syn. *C. pitardii* var. *yunnanica*)	90	48m + 24sm + 18st	2B	3.00	2.13	Songming, Lufeng, Yunnan	Kondo *et al* 1986
	90	60m + 24sm + 6st	2B	1.97	1.68	Luquan, Yunnan	Xiao *et al* 1991
	90	48m + 36sm + 6st				Dukou, Sichuan	Xiao *et al* 1996
(syn. *C. kweichowensis*)	90					Qingzhen, Guizhou	Gu *et al* 1986b

2　结果和讨论

1　种类分布

山茶组可分为两群（闵天禄，1998）。一群苞萼多少宿存、子房无毛或被毛，分布于华南、华东及日本，包括，*C. azalea*，*C. semiserrata*，*C. hongkongensis*，*C. subintegra*，*c. chekiangoleosa*，*C. japonica* 和 *C. edithae* 等 7 种，表现出从南向北及东北方向替代；另一群苞萼脱落、子房被密毛，包括 *C. polyodonta*，*C. pitardii*，*C. mairei*，*C. reticulata*，*C. saluenensis* 5 种，以云贵高原最为集中。另一个明显特征是前一类群种间的分布区大多彼此异域或仅边缘重叠，而后一类群常同域或重叠很多（闵天禄，1998）。

2　倍性变化及分布

从表 1 可看出山茶组具有共同的染色体基数 x = 15，但倍性变化较大，自然状态下，有二倍体、四倍体、六倍体以至八倍体。地理分布见图 2。

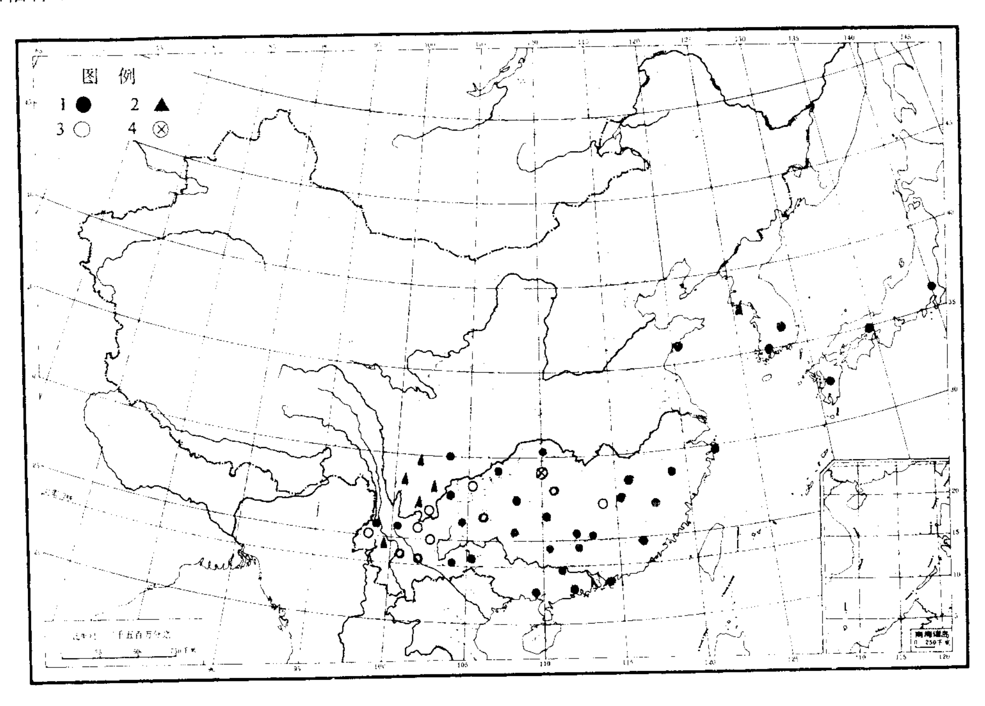


图 2　山茶组二倍和多倍体的分布

Fig. 2　The distribution of diploid and polyploid from Sect. Camellia

1. Diploid (2x); 2. Tetraploid (4x); 3. Hexaploid (6x); 4. Octoploid (8x)

从表 1 和图 2 我们可以看出山茶组的倍性变化有下列特征：①苞萼多少宿存分布于东部地区的种几乎都是二倍体，多倍体极为少见；而苞、萼脱落、子房具密毛分布于西南地区和湖南西部的种倍性变化复杂多样，表现为多倍体比例较高，种内多倍性现象突出。*C. pitardii*，*C. mairei*，*C. reticulatadu* 都具有不同的倍性。②在南岭及南岭以东地区没有发现多倍体，而它的西面、西北面都出现了多倍体。③云贵高原具有高比例的多倍体，而且倍性变化极为复杂，尤其在金沙江流域，二倍体、四倍体和六倍体的类群同存于这一地区（肖调江等，1996；夏丽芳等，1994）。

从多倍体的上述分布格局我们可以推断：①虽然云贵高原分布有大量的红山茶，但不可能是山茶组的发源地。这与肖调江等（1996）得到的结论相似。原因在于多倍化在进化中几乎是不可逆的，空间上有离心分布的趋势，分布区的边缘更容易形成多倍体（Stebbins，1950）。肖调江等还指出红山茶的起源地在华东或华南。江西的种目前有两个已知染色体数目 *C. subintegra* 为 2n = 30（黄少甫等，1981），*C. chekiangoleosa*（*C. crasissima* Chang）是 2n = 90（本文）。我们认为起源于华东的可能性不大，最可能起源于华南。闵天禄（1998）依据形态地理分析也得出这样的结论。②苞萼多少宿存的种类不仅地理分布上很少重叠，而且形态上也容易区别，而苞萼脱落、子房被密毛的种类分布上常彼此重叠，形态上也难以划出种间界限。这反应出两个类群在物种的形成方式和形成时间上不同。后一类群的种类中，以 *C. pitardii* 为中心，包括 *C. saluenensis*、*C. reticulata* 等构成一个复合体（夏丽芳，1994，Parks *et al*，1963），还可能以 *C. mairei* 为中心，包括 *C polyodonta*，构成另一个复合体（闵天禄，1998）。在这样的复合体中，杂交和多倍化至关重要（Stebbins，1950）。从多倍体的分布格局看，都属于 Stebbins（1950）所说的幼年复合体，种类处于剧烈的变化之中。而前一类群的种类则主要在二倍体水平上分化，隔离应起主要作用，目前不清楚那些因素造成了隔离。

我们可以从地质历史环境的变迁上为上述染色体的分布格局找到部分解释．晚第三纪开始的喜马拉雅造山运动对西南地区的地貌和古气候产生了深刻的影响，随着山体的相继抬升，形成了复杂而多变的环境，为多倍体生存和发展提供了合适的生态空间。

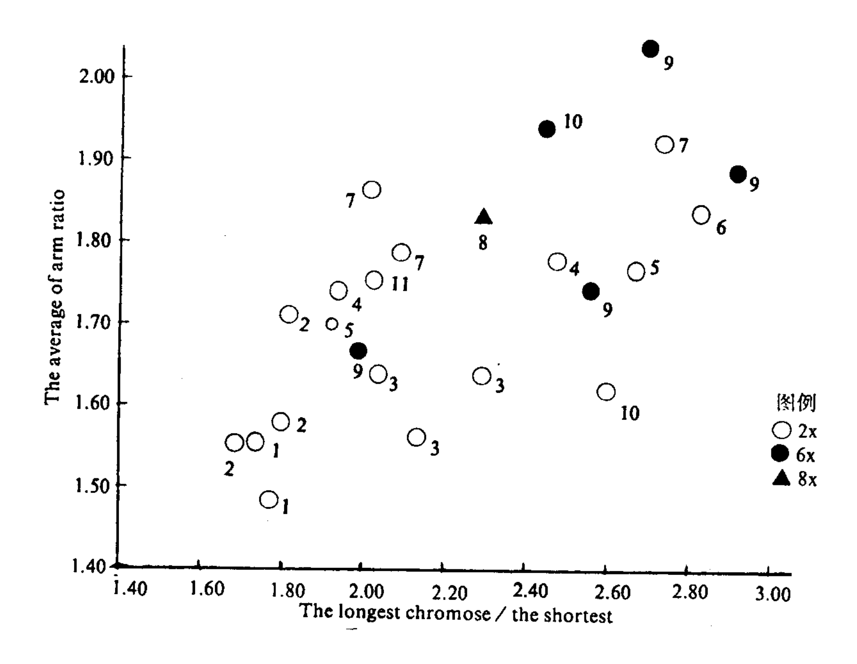


图3 山茶组植物的核型分布

Fig. 3 The distribution of karyotypes of Sect. Camellia

1. *C. chekiangoleosa*; 2. *C. polyodonta*; 3. *C. semisserata*; 4. *C. polyodonta* var. *longicaudata*; 5. *C. edithae*; 6. *C. japonica*; 7. *C. pitardii*; 8. *C. pitardii* var. *variabilis*; 9. *C. reticulata*; 10. *C. mairei*; 11. *C. saluenensis*

3 核型的进化

对山茶组核型资料的分析也有力地支持上述论点。参照李林初（1993）的方法，以最长染色体比最短

染色体之值（L/S）为横坐标，以平均臂比值（AR）为纵坐标作二维散点图（图3）。从图中可见核型并非随机分布，而是表现出下列特征：①几乎所有的核型都集中分布于两条近乎平行的线之间，呈从左下角至右上角分布的一条带；②南岭及附近地区的几个种 *C. chekiangoleosa*，*C. polyodonta*，*C. semiserrata* 位于左下角，远离这一地区的种 *C. edithae*，*C. japonica*，*C. pitardii* var. *variabilis*，*C. reticulata*，*C. mairei* 等位于右上方；③多倍体多分布于右上方，二倍体多位于左下方。

L/S 和 AR 都是描述核型不对称性大小的参数。特征①表明虽然在形态上和空间上山茶组辐射状分化和扩散，但核型的进化却具有明显的方向性。Stebbins（1950）总结高等植物的核型演化规律，认为核型一般从对称向不对称演化。反映在图3上表现为从左下方向右上方演化。因此图3进一步揭示出山茶组演化和扩散的方向，表明南岭及附近地区可能是山茶组植物的早期分化中心。

进一步分析南岭及附近地区的几个种 *C. polyodonta*，*C. chekiangoleosa*，*C. semiserrata*，可以看出分布于南岭北面的 *C. chekiangoleosa* 与南面的 *C. polyodonta* 的核型比较接近，而分布于南部的 *C. semiserrata* 具有比前两者稍为进化的核型，说明由于 *C. hongkongensis*，*G. azalea* 和 *C. subintegra* 等3种尚无核型资料，因此还有待于积累更多的细胞学资料作深入的研究，方可得出进一步的结论。

4 花瓣色素的变化

Sakata 等（1992）深入研究了山茶组的花瓣色素，发现 *C. saluenensis* 和 *C. pitardii* 及 *C. reticulata* 具有结构复杂的色素，*C. chekiangoleosa*，*C. semisserata*，*C. japonica* 和 *C. japonica* var. *rusticana* 的色素较前面简单，*C. polyodonta* 具有前两类色素。Sakata 等（1992）还指出控制前一类色素的基因相对于控制后一类色素的基因为显性。以山茶组起源于云南而向东扩散这一观点为基础，Sakata 等认为山茶组花瓣色素的变化是经过退化性突变从复杂向简单演化。如果我们相信色素是从简单向复杂进化这样一种普遍的规律，那么，山茶组花瓣色素变化所揭示出的种系关系就是：向西 *C. chekiangolosa* 或 *C. semiserrata* → *C. polyodonta* → *C. pitardii*，*C. saluensis* 和 *C. reticulata*；向东侧 *C. chekiangoleosa* 或 *C. semiserrta* → *C. japonica* → *C. japionica* var. *rusticana*。这一方向正好与细胞地理学和形态学所揭示的方向相一致。

致谢 中南林学院漆龙林教授提供部分实验材料，云南大学黄瑞复教授、虞泓博士在实验中给予很大帮助，北京植物研究所汤彦承先生、昆明植物研究所顾志建先生提出宝贵意见。

参 考 文 献

王雅琴，黄少甫，徐炳声等，1990．长毛红山茶和长尾红山茶的核型分析．广西植物，**10**（1）：25～29
卢大玲，廖汉刃，1986．宛田红花油茶的染色体核型研究．广西植物，**6**（1－2）：111～115
李林初，钱青，1993．两种中国特有松属植物核型的研究兼论松属的系统位置．云南植物研究，**15**（1）：47～56
闵天禄，1998．山茶组植物的分类，分化和分布．云南植物研究，**20**（2）：127～148
肖调江，夏丽芳，王仲朗，1996．金沙江中游地区红山茶组植物的 Giemsa C－带研究．云南植物研究，**18**（1）：81～86
张宏达，1981．山茶属植物的系统研究．广州：中山大学出版社，52～84
洪德元，1990．植物细胞分类学．北京：科学出版社
夏丽芳，顾志建，王仲朗等，1994．探讨云南山茶起源的一线曙光．云南植物研究，**16**（3）：255～262
黄少甫，赵治芬，1981．中国主要油茶物种染色体观察．亚热带林业科技，**9**（4）：18～24
黄少甫，赵治芬，吴若箐，1984a．浙江红山茶染色体核型的分析．广西植物，**4**（4）：285～288
黄少甫，越治芬，李建平等，1984b．南山茶核型分析．广西植物，**4**（1）：9～12
黄少甫，越治芬，庄瑞林等，1986．多齿红山茶的核型分析．广西植物，**6**（1－2）：107～110
黄少甫，赵治芬，吴若箐，1978a．白花南山茶染色体核型分析．福建林学院学报，**7**（3）：66～69
黄少甫，徐炳声，1987b．山茶属油用物种染色体其应用的研究．亚热带林业科技，**15**（1）：33～394

Favarger C, 1984. Cytogeography and biosystematics. In: Grant, ed. Pant biosvste - matics. Academic Press Canada, 453 ~ 476

Gu Z J, Kondo K, Na H *et al* , 1988. A karyomorpholgical study in four species of *Camellia* , Section Camellia. *La Kromosomo* Ⅱ - 49: 1575 ~ 1582

Gu Z J, Xia L F, Xie L S, 1988. Report on the chromosome numbers of some species of *Camellia* in China. *Acta Botanica Yunnanica*, **10** (3): 291 ~ 296

Gu Z, Xiao T, Xia L *et al* , 1990. A comparative study in Giemsa C - banded karyotypes of four Species of *Camellia* , section Camellia. *La Kromosomo* Ⅱ - 59 - 60: 2025 ~ 2034

Gu Z J, Kondo K, Kim S, 1990. Variations in karyotype and nucleolus number in *Camellia japonica* in Daechongde, Korea. *La Kromosomo* Ⅱ - 58: 1973 ~ 1978

Gu Z, Xiao T, Xia L *et al* , 1992. Karyotypes of eight species and one variety of *Camellia* from Hunan Province, China. *La Kromosomo* , Ⅱ - 65: 2189

Janki - Ammal E K, 1953. In: C D Darlinton and A P Wylie, ed. Chromosome atlas of flowering plants. London: Allen and Unwin.

Kondo K, 1977a. Chromosome numbers in the genus *Camellia*. *Biotropica* , **9**: 86 ~ 94

Kondo K, 1977b. Cytological studies in cultivated species of *Camellia* I. Diploid species and their hybrids. *Japan J Breed* , **27**: 28 ~ 38

Kondo K, 1977c. Cytological studies in cultivated species of *Camellia* Ⅱ. Hexaploid species and their hybrids. *Japan J Breed* , **27**: 333 ~ 344

Kondo K, 1978. Cytological studies in cultivated species of *Camellia* Ⅲ. Tetrapoid species and hybrids between dipolid species and hexaploid species. *Japan J Breed* , **28**: 197 ~ 204

Kondo K, Gu Z, Na H *et al* , 1986. A cytological study of *Camellia reticulata* and its closely related species in Yunnan, China. *La Kromosomeo* Ⅱ - 43 - 44: 1405 ~ 1419

Kondo K, Taniguchi K, Tanaka N *et al* , 1991. A karyomorphological study of twelve species of Chinese *Camellia*. *La Kromosome* Ⅱ - 62: 2107 ~ 211

Morinage T, Fudushima, 1931. Chromosome numbers of cultivated plants Ⅲ. *Bot Mag Tokyo*, **45**: 140 ~ 145

Parks C R, Griffiths A, 1963. The saluensis - pitardii - reticulata complex. *Camellia Review* , **25** (2): 12 ~ 29

Sakata Y, Arisumi K, 1992. Anthocyanins in *Camellia* polyodonta Hu, *C. semiserrata* Chi, *C. chekiangoleosa* Hu and their phylogenetic positions in Section Camellia based on the pigmentation. *J Japan Soc Hort Sci* , **61** (2): 375 ~ 381

Sealy J R, 1958. A Reision of the Genus *Camellia* . London: The Royal Horticultural Society, 168 ~ 191

Stebbins G L, 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press

Xiao T J, Gu Z J, Xia L F *et al*, 1991. A karyomophological study of ten species of Chinese *Camellia*. *La Kromosomeo* Ⅱ - 61: 2051 ~ 2085